

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**

**Přírodovědecká fakulta**

Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: BOZP



Magdalena KROFTOVÁ

## **PTÁCI V POROSTECH INVAZIVNÍCH ROSTLIN**

## **BIRDS IN VEGETATION OF INVASIVE ALIEN PLANT SPECIES**

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: Mgr. Jiří Reif, Ph.D.

Praha 2014

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 15. 7. 2014

.....

podpis

**Poděkování**

Děkuji Mgr. Jiřímu Reifovi, Ph.D., vedoucímu mé bakalářské práce, za zájem, trpělivost a věcné rady a připomínky k tvorbě práce.

## **Abstrakt**

Invazivní rostliny způsobují změnu přirozeného prostředí biotopů, proto jsou jednou z největších hrozeb globální biodiverzity přispívající např. k homogenizaci ekologických společenstev. Rostlinné invaze ohrožují stabilitu ekosystémů, mění jejich fungování a strukturu, fragmentují krajinu a fungují jako ekologické pasti. Jejich vlivem se zabývá poměrně hodně odborníků, ale svůj zájem omezují především na rostlinná společenstva nebo na bezobratlé živočichy. Působení invazí na obratlovce, ku příkladu na ptáky, není zatím dostatečně prozkoumáno. Ptáci jsou však zároveň důležitým článkem v přírodě, poskytují širokou škálu ekosystémových služeb, např. regulují množství býložravého hmyzu, a někteří jsou vrcholovými predátory. Ptáci působí i zpětně na rostliny roznosem jejich semen, někdy však může být invazí nových druhů tento vztah narušen. Tato práce se proto zabývá vlivem invazivních rostlin na ptačí společenstva a snaží se o jeho systematické zhodnocení a shrnutí výsledků vědeckých prací na toto téma. Z výsledků vyplývá, že ptáci v invadovaných ekosystémech trpí vyšší mírou predace, mají nižší reprodukční úspěšnost a snižuje se druhová bohatost ptačích společenstev. Příčinami jsou především snížení diverzity a množství potravních zdrojů (bezobratlých živočichů i semen) a rozdílná struktura vegetace (nižší výška umístění hnízda, časnější olistění, hustota a uniformita porostu).

## **Abstract**

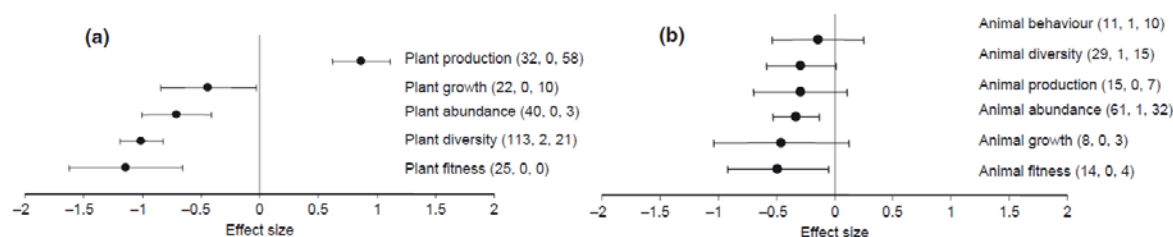
Invasive plant species cause changes in the environment of natural habitat biotopes, and their impact is therefore is probably one of the most important threats to global biodiversity leading to homogenization of local ecological assemblages. Plant invasions disrupt ecosystem stability, change their functioning and structure, cause habitat fragmentation and sometimes function as ecological traps. Many scientists study the impacts of invasive species but they have been focusing mainly on plant communities or invertebrates. Effects on vertebrates, for example on birds, are not sufficiently explored. Birds are important components of ecosystems though, they provide wide range of ecosystem services, regulate abundance of herbivorous insect and some are among the top predators. Birds in turn affect plants by dispersing their seeds but this relationship can sometimes be disrupted by plant invasion. This thesis deals with the impact of invasive plants on bird communities and aims a systematic evaluation and summarization of scientific literature on this topic. Results suggest that birds in invaded ecosystems suffer from higher predation levels, they have lower reproductive success species and diversity of bird communities is reduced. Factors underlying these patterns are a decrease in diversity and abundance of food sources (e. g. invertebrates)

and differences in vegetation structure (lower nest height, early leaf phenology, density and uniformity of the vegetation).

<b>Obsah</b>	
<b>1. Úvod</b>	<b>7</b>
<b>2. Invazivní rostliny</b>	<b>8</b>
<b>2.1. Proces invaze</b>	<b>8</b>
<b>2.2. Původ invazí</b>	<b>9</b>
<b>2.3. Vliv invazivních rostlin na původní rostlinné druhy</b>	<b>10</b>
<b>3. Vliv invazivních rostlin na ptáky</b>	<b>13</b>
<b>3.1. Vliv invazivních rostlin na druhové bohatství a složení ptačích společenstev</b>	<b>15</b>
<b>3.2. Predace ptáků v invazivních rostlinách</b>	<b>18</b>
<b>3.3. Invadované porosty jako ekologické pasti</b>	<b>20</b>
<b>4. Role ptáků v šíření invazivních rostlin</b>	<b>22</b>
<b>4.1. Šíření semen</b>	<b>22</b>
<b>4.2. Opylení</b>	<b>24</b>
<b>5. Ptáci a invazivní rostliny ve městech</b>	<b>25</b>
<b>6. Závěr</b>	<b>26</b>
<b>7. Zdroje</b>	<b>28</b>

## 1. Úvod

Rostlinné invaze jsou vzrůstajícím globálním problémem, který zasahuje řadu sfér včetně ekonomiky (Vilà et al., 2011). Ekonomické důsledky nejsou na první pohled patrné, avšak invaze nežádoucích druhů způsobují růst cen potravin i dalších produktů skrze škody na úrodě. Dochází k narušení přírodních procesů, což ohrožuje ekosystémové služby. Významné jsou rovněž náklady na boj proti invazím, karantény a asanace (Mack et al., 2000). Diskutuje se i možný vliv rostlinných invazí na globální klimatickou změnu. Mack et al. (2000) upozorňují, že invaze a perzistence trav na plochách vykáceného deštného pralesa omezuje rekolonizaci dřevinami. Nesrovnatelně menší objem biomasy pak odčerpává z atmosféry méně CO<sub>2</sub>. Liao et al. (2008) naopak předpokládají, že kvůli obecně vyšší primární produkci a rychlejšímu metabolismu váží invazivní rostliny CO<sub>2</sub> více než původní druhy. Výsledný vliv na globální klima je ale zatím zcela nemožné kvantifikovat. Naproti tomu vliv invazí na druhovou bohatost je prokázáný. Invazivní rostliny mění a homogenizují přirozené prostředí biotopů a jsou zřejmě jednou z největších hrozeb pro globální biodiverzitu (Hajzlerová et Reif, 2014, Skórka et al., 2010).



**Obr. 1.** Průměrná velikost dopadu ( $\pm$  interval spolehlivosti) exotických druhů rostlin na a) původní rostliny, b) živočichy. Svislá čára symbolizuje nulový vliv, směrem nalevo od ní je vliv negativní, směrem doprava pozitivní. U statisticky průkazného vlivu jeho interval spolehlivosti nepřesahuje svislou čáru. (Převzato se souhlasem autorů - Vilà et al., 2011.)

Fenoménem invazí se v poslední době zabývá velké množství odborníků, ale jejich zájem se omezuje především na rostliny a bezobratlé živočichy (Mack et al. 2000). Poznatky tisíců vzniklých prací shrnuje řada knih a přehledových článků. Dopadům na ostatní živočišné taxony, zvláště na ptáky, se věnuje neúměrně menší pozornost (Aslan et Rejmánek, 2010). Mnoho zástupců ptačí říše je však klíčovými druhy pro fungování ekosystémů (Şekercioglu et al., 2004), někteří jsou vrcholovými predátory, roznašeči semen nebo regulují množství býložravého hmyzu (Holland-Clift et al, 2011). Ptáci mají i specifickou osobní hodnotu pro člověka, protože ve městech a v přírodě tvoří převážnou část obratlovců, které lidé uvidí. Výrazný pokles ptačí diverzity by tedy zaregistroval i běžný člověk.

Invazivní porosty mají na ptáky několik zásadních a evidentních dopadů, které budou podrobně představeny v následujících kapitolách. Jejich důvody a mechanismy jsou zatím ale relativně neobjasněné (Vilà et al. 2011). Znalosti o působení invazivních rostlin na ptáky zatím prakticky nebyly syntetizovány a zůstávají rozdrobeny v různých dílčích člancích. Přitom pro další vývoj studia této problematiky by bylo velmi žádoucí, kdyby se tyto dílčí poznatky kriticky zhodnotily do ucelené rešerše. Z té by vyplynulo, jaké obecné zákonitosti lze při působení invazivních rostlin na ptáky pozorovat, a naopak jaké studie popisují spíše výjimečné situace bez dalších analogií. Objevila by se dosud nedostatečně prozkoumaná místa ve studiu této problematiky, na něž by se mohl další výzkum zaměřit. Tato bakalářská práce je pokusem o předložení takovéto rešerše.

## **2. Invazivní rostliny**

### **2.1. Proces invaze**

Invazivní rostliny jsou druhy rostlin, které se na daném území nevykytují přirozeně – jsou tedy člověkem zavlečené, dále jsou reprodukce schopné a masivně se šíří. V České republice se vyskytuje asi 4200 druhů rostlin (Schneider et al., 2010), z čehož je necelých 1400 druhů nepůvodních. Z toho je cca 6,5%, tedy asi 90 druhů invazivních (Fialová, 2011). Ačkoliv převážná část prací na toto téma vytváří dojem, že počet nepůvodních rostlinných druhů v ČR není nikterak závažný a ani odlišný od jiných podobných evropských zemí, tento počet je podle databáze DAISIE spíše srovnatelný s mnohem většími zeměmi v západní Evropě, jako jsou Francie (1261) či Anglie (1654), které díky své velikosti hostí daleko více rostlinných druhů a zároveň již po staletí pořádají zaoceánské plavby a organizují mezinárodní obchod, takže byly invazím vystaveny podstatně více. V bližších zemích srovnatelných s ČR je množství nepůvodních rostlinných druhů mnohem nižší, např. v Rakousku - 897, na Slovensku - 4 či v Maďarsku - 714 (DAISIE). Zdá se tedy, že počet nepůvodních rostlinných druhů na plochu je v ČR jedním z nejvyšších v Evropě.

Invazivní proces má několik stádií. Podle tzv. Pravidla desetiny (Williamson, 1996) jen asi 10 % introdukovaných druhů, tedy druhů, které byly na dané území importovány člověkem z jiného území a překročily tak geografickou bariéru, přejde do stádia přechodného zavlečení (Fialová, 2011). Hynutí imigrantů vzápětí po jejich příchodu je tudíž enormní (Mack et al., 2000). Z přeživší části jen dalších asi 10 % přejde do následující fáze, kterou je naturalizace. Naturalizovaný druh je schopen se v novém prostředí samovolně rozmnožovat a udržovat tak životaschopné populace již bez zásahu člověka (Pyšek et al., 2012). Než se



naturalizovaný druh stává invazivním, většinou nejprve prochází tzv. klidovou fází (lag phase). Během této fáze je velice těžké rozpoznat, zda se jedná o budoucí invazivní druh, nebo o druh, u nějž nedojde k výraznému šíření nebo případně stěží přežívá.

Není dosud zcela jasné, proč druhy touto fází procházejí, nicméně existuje několik vysvětlujících hypotéz. Klidová fáze může být čas, který vetřelec potřebuje k úpravě prostředí tak, aby mu lépe vyhovovalo a aby se zde jeho potomci mohli úspěšně rozmnožovat. Nebo je to doba, než se v genetickém materiálu rostliny objeví mutace, které jí zajistí úspěch v místních podmínkách a větší kompetiční zdatnost. U rostlin, které potřebují ptáky jako roznašeče semen, může být lag fáze čas, po který ptákům trvá adaptovat se na nové zdroje potravy (Reichard et al., 2001). Případně může být tato fáze důsledkem shody okolností v působení vnějších vlivů. Důležité je načasování, pořadí a intenzita rizik, jimž je populace zavlečeného druhu vystavena. Díky náhodnému působení řady vlivů může být šíření rostliny podpořeno nebo naopak na dlouhá léta potlačeno, takže na lokalitě stěží přežívá několik jedinců. Záleží na tom, jestli byla příroda v prvních letech k vetřelci přívětivá či naopak (Mack et al., 2000). Velký vliv má místní klima, disturbanční režim a kompetiční zdatnost původních druhů (Lonsdale, 1999 ex With, 2002). Může se také stát, že rostlina nenalezne vhodného opylovače nebo se její semena dostanou na nevyhovující místo. Ať už je konkrétní situace jakákoli, z naturalizovaných druhů se druhem invazivním stane opět pouze asi 10%. Tyto druhy pak působí škody na invadovaném místě, často se nekontrolovaně a ve velkém množí a dál šíří (Fialová, 2011).

## **2.2. Původ invazí**

Lidskou společnost dnes již příliš nelimitují dříve prakticky neprostupné přirozené bariéry, jako jsou oceány, rozlehlá horská pásma, řeky a pouště, proto dochází k častým a rozsáhlým introdukcím nepůvodních druhů. Jejich šíření není samozřejmě pouze produktem dnešního světa, antropogenní zavlékání rostlin do nepůvodních areálů trvá od počátku neolitu (cca 7000 let před dneškem) (Stejskal et Pyšek, 2004). Moderní člověk se ovšem stal zcela dominantním vektorem invazí (Mack et al., 2000). S nástupem novověku se velmi rozšířil dálkový obchod a pohyby obyvatelstva, proto se jako historický mezník rostlinných invazí počítá objevení Ameriky v roce 1492. V druhé polovině 15. století se rozšířily zámořské plavby a s výměnou druhů mezi Starým a Novým světem nabraly invaze docela nový rozměr. V Evropě byla velká poptávka po exotických druzích z Ameriky, přivážely se okrasné květiny i kulturní plodiny a další druhy se do Evropy dostaly omylem spolu se zbožím (Marková et Hejda, 2011). Zatímco většina invazivních druhů hmyzu a mikroorganismů byla

introdukována neúmyslně (k záměrně dovezeným druhům patří např. invazivní evropští čmeláci introdukovaní na Nový Zéland), u invazivních rostlin a obratlovců je tomu právě naopak, většinou šlo o cílený zásah (Mack et al., 2000). Například v jižní Africe je to případ 17 z 20 nejinvasivnějších rostlin (Smith, 1985 ex Reichard et al., 2001). Na Havaji byla více než polovina invazivních rostlin introdukována za zahradnickými účely (Kruger et al., 1986 ex Reichard et al., 2001). Rostliny introdukované od neolitu do cca roku 1500 se nazývají archeofyty, ty novější pak neofyty. Většina archeofytů dnes neznámá hrozbu a jejich počty se nijak nezvyšují, jelikož se tyto rostliny za tu relativně dlouhou dobu v novém prostředí už etablovaly (Marková et Hejda, 2011).

### 2.3. Vliv invazivních rostlin na původní rostlinné druhy

Invazivním rostlinám na novém místě často napomáhá ta skutečnost, že unikly svým původním predátorům a parazitům a zároveň je v nových podmínkách žádný místní druh nemusí umět využívat. Například australský keř *Acacia cyclops* právě z tohoto důvodu v Jihoafrické republice dosahuje vyšší plodnosti než ve svém původním prostředí (Richardson et al., 2000 ex With, 2002). Díky této skutečnosti obsadí rostliny volné niky nebo využijí antropogenních či přírodních disturbancí, které omezují, případně likvidují, původní společenstva (Mack et al., 2000). Existují dva modely charakterizující chování invazivních rostlin: „passanger“ a „driver“ (lze je přeložit jako „spolujezdec“ a „řidič“).

Podle modelu Spolujezdce se invazivní rostlina pouze „veze“, protože de facto obsadí nevyužitou niku, která často vzniká lidskou disturbancí. V tomto případě nemá experimentální odstranění invazivního druhu na rozšíření původních druhů vliv, protože ty byly omezeny již předchozím antropogenním narušením lokality. Degradace biotopů silně koreluje s výskytem a velikostí invazí, což podporuje platnost tohoto modelu (Didham et al., 2005).

Podle modelu Řidiče invazivní rostliny samy přímo způsobují změny biotopů, čemuž dává za pravdu fakt, že některé původní druhy rostlin reagovaly na odstranění nepůvodních druhů zvýšením produktivity a pokryvnosti (Didham et al., 2005).

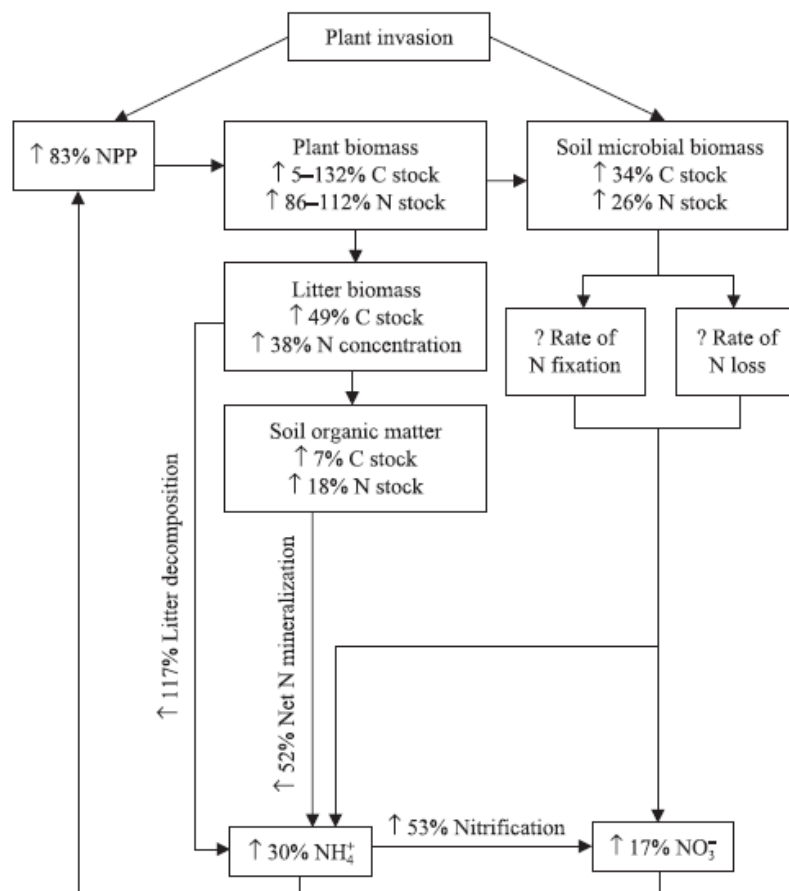
Oba tyto modely jsou však pouze krajními případy a ve skutečnosti se zřejmě uplatňují oba zároveň v proměnlivém poměru (Didham et al., 2005). Výsledky některých studií poukazují na to, že invazivní druhy mohou měnit dostupnost zdrojů a snižovat či zvyšovat abundanci původních druhů i bez toho, aby změnu ve společenstvu způsobily pouze samy o sobě (Gurevitch et Padilla, 2004). Jejich vliv na lokalitu se přičítá k prvotní změně, např. ke zmíněné antropogenní disturbanci. Při takovém spolupůsobení více faktorů původní druhy reagují na odstranění exotických pozitivně, ale mechanismus je odlišný než u základního

modelu řidiče. Petren a Case (1996) zkoumali úbytek havajských gekonů a zjistili, že původní druh (*Lepidodactylus lugubrus*) byl kompetičně vytlačen invazivním (*Hemidactylus frenatus*), ale pouze v místech, kde kvůli antropogennímu narušení došlo ke změně rozložení potravních zdrojů na ploše, konkrétně k jinému shlukování hmyzu. Sami o sobě invazivní gekoni nebyli schopni původní vytlačit, reakce na jejich odstranění by však byla pozitivní (Petren et Case, 1996 ex Didham et al., 2005). Působícím faktorem kromě člověka mohou být i procesy, které proběhly v minulosti, omezily velikost a životaschopnost původních populací a tato změna přetrvala do dnešní doby. Populace se tak stala zranitelnou vůči potenciální invazi (Didham et al., 2005). Proto je při zjišťování vlivů invazí důležité vždy zkoumat účinek více způsobů a z různých úhlů.

Spousta invazivních rostlin má schopnost významně měnit napadené prostředí. Směr a šíři dopadu invaze určují jednak vlastnosti invadující rostliny, ale pochopitelně i charakteristiky invadovaného společenstva, zejména jeho druhová skladba. Velký vliv mají také abiotické faktory jako např. typ půdy (Ehrenfeld, 2003). Invazivní rostliny silně omezují původní společenstvo už jen tím, že ostatním druhům ubírají světlo, prostor a živiny (Didham et al., 2005). Intenzitu těchto interakcí řídí ekologické vlastnosti invazivních druhů. Úspěšný vetřelec se rychle množí a šíří, má tendenci být vyšší, zabírat větší plochu, tvořit husté porosty, mít vyšší primární produkci a rychlejší růst než původní druhy a méně úspěšné nepůvodní druhy (Ehrenfeld, 2003). Větší velikost souvisí také s rozvinutějším kořenovým systémem, díky němuž může rostlina odebírat živiny i z míst, kam by původní druh vůbec nedosáhl (Ehrenfeld, 2003, Liao et al., 2008). Kromě velikosti hraje roli především míra rozdílnosti mezi původním porostem a invadujícím. Dle Hejdy et al. (2009) měl rozdíl ve velikosti těl a v rozloze rostlinami zastíněných ploch největší vliv na snížení druhové diverzity a ekvitability (vyrovnanosti) společenstva.

A jaké jsou tedy dopady invazí? Rostlinné invaze ohrožují biodiverzitu a stabilitu původních ekosystémů, mohou měnit jejich strukturu, fungování a ekosystémové procesy (Liao et al., 2008, Rodewald et al., 2010). Invaze způsobují snížení druhové bohatosti, druhové diverzity a ekvitability - mění se složení společenstva a prostředí se stává homogenizovanější. Dochází ke změnám hydrologického režimu (většinou ke ztrátám vody), požárového režimu (Hejda et al., 2009, Mack et al., 2000) a energetické bilance (Mack et al., 2000). Rozšíření nepůvodních blahovičníků (rod *Eucalyptus*) v Kapsku v Jihoafrické republice, které velmi efektivně dovedou odebírat vodu z krajiny, vedlo k takovým ztrátám vody, že některé řeky úplně přestaly téct a jiné tečou jen zřídkakdy. Taková změna vodního režimu měla samozřejmě za následek i snížení zemědělské produkce (Mack et al., 2000).

Zásadní je vliv na průběh uhlíkového a dusíkového cyklu, jež jsou klíčovými procesy pro fungování ekosystému (obr. 2; Liao et al., 2008).



**Obr. 2.** Potenciální odezva uhlíkového a dusíkového cyklu v invadovaném ekosystému. NPP = čistá primární produkce, ↑ pozitivní odpověď na invazi, ? nejasná odpověď (Převzato se souhlasem autorů - Liao et al., 2008).

V invadovaných ekosystémech se obecně zvyšuje čistá primární produkce (Ehrenfeld, 2003, Liao et al., 2008), což může být důsledkem rozdílů ekofyziologických vlastností rostlin: větší specifický povrch listů, intenzivní fotosyntéza, rychlý růst a delší vegetační období. Díky vyšší primární produkci asimilují invazivní rostliny více uhlíku, který se následně ukládá do ekosystému. V prýtech, kořenech, opadu, půdě i půdních mikrobech se tak zvyšují uhlíkové zásoby (Liao et al., 2008). Zvětšené zásoby poskytují půdním mikrobům fixujícím dusík více karbohydrátů, a oni následně produkují i více dusíku, jenž se opět ukládá do systému. Dochází tedy k nárůstu množství uhlíku i dusíku a celý ekosystém se obohacuje o živiny (Hejda et al., 2009).

Dále se zvyšuje rychlost dekompozice opadu (Ehrenfeld, 2003, Liao et al., 2008, Weidenhamer et Callaway, 2010), nejspíš proto, že opad invazivních rostlin má vyšší koncentraci dusíku a bývá kvalitnější, tzn. má nižší poměr obsaženého uhlíku a ligninu ku

dusíku. Z toho důvodu jej mikroorganismy mohou snadno rozkládat. Rychlá dekompozice opadu znamená urychlení celého koloběhu živin v ekosystému (Liao et al., 2008).

Rychlost mineralizace půdy a nitrifikace se také zvyšuje (Ehrenfeld, 2003, Liao et al., 2008, Weidenhamer et Callaway, 2010). Důvodem jsou pravděpodobně opět ekofyziologické vlastnosti invazivních druhů jako je vyšší čistá primární produkce, více biomasy rostlin a opadu, vyšší koncentrace dusíku v rostlině a opadu atd. (Liao et al., 2008).

Důležité je, že zásoby dusíku se v přírodních ekosystémech ukládají po staletí nebo i tisíciletí. Náhlé zvýšení zásob dusíku po invazi je známkou toho, že invazivní rostliny dokážou měnit dynamiku dlouhodobě fungujících cyklů. Změna cyklů uhlíku a dusíku také naznačuje, že by invaze mohla mít vliv i na jiné biogeochemické cykly v ekosystému (např. cyklus fosforu) (Liao et al., 2008). Zásadní také je, že si invazivní rostliny změnami množství dostupných živin v půdě vytvářejí podmínky, které stimulují jejich vlastní růst, takže se expanze urychluje a rostliny se v prostředí stabilizují (Ehrenfeld, 2003, Liao et al., 2008). Husté porosty invazivních rostlin pak významně ovlivňují i přítomná živočišná společenstva.

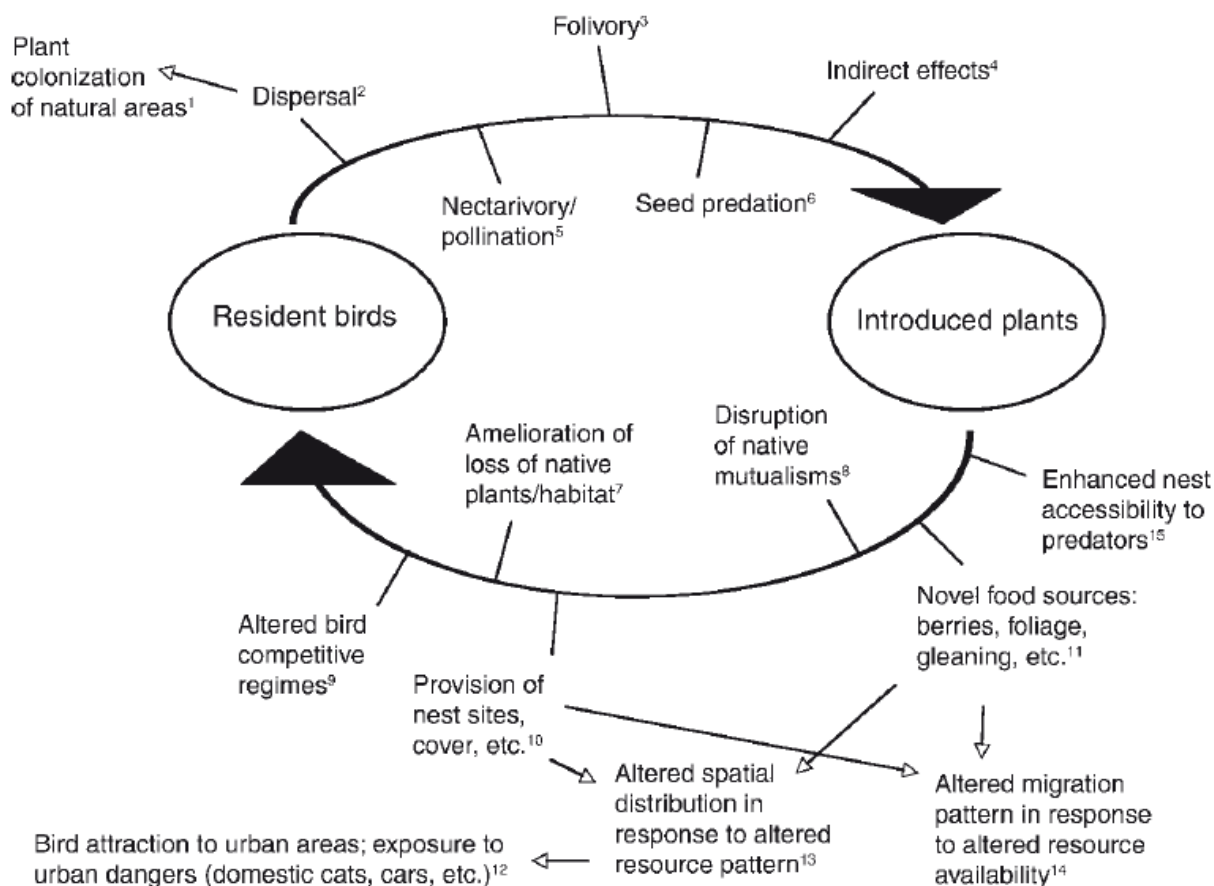
Invazivní rostliny dále získávají výhodu schopností vylučovat sekundární metabolity, alelopatické, obranné nebo antimikrobiální chemické látky, na které nejsou původní druhy rostlin přizpůsobeny (Weidenhamer et Callaway, 2010). Látky mohou využívat jak přímo k poškození či kompetičnímu vyloučení původního druhu (Weidenhamer et Callaway, 2010, Mack et al., 2000), tak k získání potřebné živiny či přizpůsobení si okolních podmínek. Pokud metabolit dokáže charakteristicky změnit biogeochemii půdy (změnit půdní strukturu, mobilizovat nebo chelatovat živiny), pak se invazivní potenciál rostliny ohromně zvyšuje. Metabolity mohou být sloučeniny nebo i kombinace několika sloučenin a jsou vylučovány skrze listy a kořeny (Weidenhamer et Callaway, 2010). Produkce a uvolňování látek mohou být indukovány okolním prostředím; např. nízká dostupnost živin a toxické kovy v půdě mohou vyvolat uvolnění biochemických látek, které dostupnost živin zvýší (Li et al., 2007). Řada rostlin jako např. *Vicia faba*, *Lupinus albus* či *Banksia grandis* vypuštěním látek dokáže zvýšit dostupnost fosforu či jej přeměnit na dostupný. Jiné rostliny jako *Centaurea diffusa* či *Centaurea malucosa* vylučují fytotoxiny, které jim pomáhají získat esenciální kovy v prostředí, kde nejsou běžně dostupné v dostatečném množství. Tyto způsoby vedou ke zvýhodnění invazivní rostliny na nové lokalitě. *Pteridium aquilinum* zase vyměšuje ptaquilosidy, látky, které ohrožují i živočišnou říši. Velmi nízké koncentrace v pitné vodě mohou být nebezpečné i člověku (Kollmann et al., 2009 ex Weidenhamer et Callaway, 2010), látka působí na DNA a je pokládána za kancerogenní (Paukertová, 2014).

### 3. Vliv invazivních rostlin na ptáky

Početnost ptáků i jejich druhové bohatství se na celém světě snižují (Scheiman et al., 2003, Şekercioğlu et al., 2004). Asi 21 % ptačích druhů směřuje k vyhynutí a 6,5 % už funkčně vyhynulo (Şekercioğlu et al., 2004), což znamená, že jejich populace už nejsou životaschopné a extinkce je nevyhnutelná. Hlavními důvody jsou pravděpodobně ztráta biotopů zapříčiněná fragmentací, destrukcí (Delach, 2006, Faaborg, 1995, Flanders et al., 2006) a změnou využívání krajiny (Dean et al., 2002), významnou roli hrají také živočišné introdukce (Flanders et al., 2006, Delach, 2006) a globální klimatická změna (Both et al., 2006, Møller et al., 2008). Působení invazivních rostlin na ptačí druhy je dalším významným faktorem, který ptáky ohrožuje. Jeho vliv ještě sílí, pokud je nějaký druh již oslaben jinými výše zmíněnými vlivy. Proto je důležité toto působení podrobně prozkoumat a zejména pochopit jeho jednotlivé mechanismy. V první části práce byl rozebrán vliv invazivních rostlin na ostatní rostlinné druhy a na ekosystémy. Tyto změny zákonitě ovlivňují i rozšíření a životaschopnost ptačích druhů, kterým se budou věnovat následující kapitoly.

V některých případech byl sice popsán i pozitivní vliv, většinou jsou ale dopady invazivních porostů na původní faunu škodlivé, a jsou jak přímé, tak nepřímé. Následky mohou být snižená druhová bohatost, menší počet jedinců, nižší reprodukční a hnízdní úspěšnost atd. Mechanismy nebyly zatím úplně prozkoumány, ale zahrnují častější hnízdní parazitismus, hnízdní predaci, fragmentaci habitatů (Schmidt et al., 2005, Schmidt et Whelan, 1999), a také vedou k posílení okrajového efektu v zalesněných habitatech a mohou sloužit jako ekologická past (souhrn potenciálních interakcí mezi exotickými rostlinami a ptáky lze vidět na obr. 3) (Schmidt et al., 2005).

Zobecnit dopady jednotlivých rostlinných invazí ale není jednoduché kvůli značné regionální i mezidruhové variabilitě existující ve vztahu ptáků k invazivním porostům (Schmidt et al., 2005, Ma et al., 2011). Často také záleží na šíři invaze, kdy menší izolované populace či samostatní jedinci invazivních rostlin zpravidla neškodí, avšak dopady velkoplošných invazí mohou být dalekosáhlé. Například Schmidt et al. (2005) zjistili lepší hnízdní úspěšnost ptáků v exotickém dřívě ( *Berberis thunbergii* ) než v původním porostu. Ptáci si ale vybírali jen izolované keře a shlukům se vyhýbali, takže nárůst hustoty dřívěových porostů by mohl pozitivní vliv proměnit na negativní.



**Obr. 3.** Souhrn potenciálních interakcí mezi ptáky (původními i exotickými druhy) a introdukovanými rostlinami. U krátkých čar vycházejících z horní šipky jsou způsoby, kterými ptáci ovlivňují rostliny. U čar vycházejících ze spodní šipky jsou způsoby, kterými rostliny ovlivňují ptáky (Převzato se souhlasem autorů - Aslan et Rejmánek, 2010).

### 3.1. Vliv invazivních rostlin na druhové bohatství a složení ptačích společenstev

Studie v Arizoně (Germaine et al., 1998 ex Schmidt et al., 2005), Kalifornii (Rottenborn, 1999 ex Schmidt et al., 2005) i v Austrálii (Holland-Clift, 2011) ukázaly, že diverzita a hustota ptačích společenstev klesají s rostoucím zastoupením exotických druhů v porostu. To potvrzují i Hajzlerová a Reif (2014), kteří zkoumali dopad invazivní křídlatky (*Reynoutria* spp.) pocházející z východní Asie na ptáky na březích řek v České republice. Celková diverzita ptáků poklesla a 6 z 8 druhů zaznamenalo snížení abundancí, z toho u tří spíše specializovaných druhů včetně skorce vodního (*Cinclus cinclus*) byl pokles značný. Pouze rákosník zpěvný (*Acrocephalus palustris*) zaznamenal nárůst, protože mu zřejmě vyhovuje vysoký hustý porost. Fleishman et al. (2003) naproti tomu určili za hlavní determinant ptačí diverzity ve své studii celkové množství vegetace bez ohledu na její původ.

Tento výsledek může být způsoben menší rozdílností mezi invazivním a původním porostem a také faktem, že výzkum probíhal v poušti, kde je minimum dalších hnízdních možností pro ptáky břehových porostů. Podle Millse et al. (1989) je druhová bohatost původních ptáků přímo úměrná pouze pokryvu původní vegetace a s invazemi nesouvisí. Tento stav přichází v úvahu, pokud invazivní druh původní vegetaci nelimituje, protože pak by snižoval její pokryv a tím i ptačí diverzitu.

V případě degradace původního stanoviště mohou někteří ptáci začít přednostně využívat a obývat exotické porosty. K tomu dochází, když je invadovaný porost i přes svou nepůvodnost vhodnější než degradovaný. Musí ovšem spadat do ekologické niky daného ptáka. V takové situaci mohou mít exotické rostliny pozitivní vliv. Typicky se to stává při přeměně krajiny na velkoplošná intenzivně obhospodařovaná pole, což se děje v tropech i v mírném pásu (hlavně Spojené státy americké). Pokud krajinu tvoří monotónní lány kulturních plodin, je jakékoli křoví jedinou možností úkrytu. I invadovaný porost je pak lepší než žádný a nabízí ptákům alespoň nějaké stanoviště (Aslan et Rejmánek, 2010, Ma et al., 2011, Mills et al., 1989).

Exotické rostliny většinou škodí specialistům - ptákům, kteří jsou závislí na původních druzích rostlin. Generalisté mají širokou ekologickou valenci, takže jsou schopni přizpůsobit se novému prostředí (Ma et al., 2011). Mohou ale z rostlinné invaze přímo profitovat, když změněný porost vytlačí nepřizpůsobivé druhy a nabídne tak generalistům více prostoru. To je případ bažanta obecného (*Phasianus colchicus*), ale i ochranářsky významnějších potravních generalistů bramborníčka hnědého (*Saxicola rubetra*) a rákosníka zpěvného (*Acrocephalus palustris*). Tyto tři druhy na rozdíl od ostatních ptáků zaznamenali početní nárůst po invazi luk zlatobýlem (*Solidago spp.*) v jižním Polsku (Skórka et al., 2010). Dalším příkladem může být invaze mokřadů kypreji vrbicemi (*Lythrum salicaria*) v Severní Americe, která vedla k vytlačení specializovaných mokřadních ptačích druhů (např. rybáka černého *Chlidonias niger*, bukáčka bažinného *Ixobrychus exilis* aj.) a rozšíření generalistů (Blossey et al., 2001).

Druhová bohatost ptáků se snižuje především proto, že invazivní rostliny způsobují úbytek až vymizení původních rostlinných i živočišných druhů. To jednak způsobuje homogenizaci prostředí, a jednak mění funkční vztahy mezi ptáky a jejich potravními zdroji. Je dokázáno, že členitost prostředí udržuje vyšší biodiverzitu. Čím více nik a mikrohabitatů je na lokalitě, tím více druhů organismů tam může koexistovat (Tokeshi, 1999). Invazivní rostliny vytvářejí naopak uniformní prostředí, v němž dominuje několik adaptabilních druhů (McKinney et Lockwood, 1999). Ptáci jsou tímto jevem obzvláště dotčeni, protože ke svému životu potřebují několik vlastností prostředí zároveň. Biotop vhodný k hnízdění musí ptákům



především poskytovat ochranu (např. úkryty), loviště, vhodný hnízdní substrát, místa ke hřadování, vyhledávání partnerů, tokání atd. (Reichard et al., 2001); vyžaduje tedy určitou míru prostorové heterogenity. Stejnorodý invazivní porost často dokáže uspokojit jen některé z těchto nároků, čímž je pro mnoho druhů nevhodný. Například porosty *Spartina alterniflora* v Kalifornii nabízejí možnost úkrytu, ale jsou nevhodné ke stavbě hnízda a je v nich minimum potravy pro pobřežní ptáky (Delach, 2006).

Limitujícím je pro ptáky zejména úbytek potravní nabídky, který byl pozorován ve většině invadovaných porostů. Strukturně i druhově zjednodušené rostlinné společenstvo nabízí méně nik (Flanders et al., 2006) pro bezobratlé (jde především o hmyz a další členovce) a zároveň to jsou niky cizorodé, jimž se místní bezobratlí kvůli minimální době pro koevoluci nestačili přizpůsobit (Gan et al., 2009, Ma et al., 2011). Proto diverzita bezobratlých v invadovaných porostech podstatně klesá (Flanders et al., 2006, Ma et al., 2011). Bezobratlí mají v novém porostu i málo potravních zdrojů a mohou záviset na specifických původních rostlinách, což vyúsťuje v nízké abundance přeživších druhů (Price, 1975 ex Flanders et al., 2006). Flanders et al. (2006) zjistili, že v invadovaných ekosystémech v jižním Texasu je až o 60 % méně členovců. Invaze postihla především pavouky a hmyz (z něj hlavně brouky, mravence a kobyly). Zdroje semen také znatelně ubyly. Větší vliv měla invaze na ptáky shánějící potravu na zemi. Zdroje pro ptáky, kteří shánějí potravu v keřích, dotčeny nebyly. Ptáci si pravděpodobně z důvodu vyšší diverzity i hojnosti potravy vybírali přednostně původní porost, bylo jich zde v průměru o celých 32 % více než v invadovaných porostech. Strnádek travních (*Chondestes grammacus*) bylo více dokonce o 73 %, strnádek černohrdlých (*Amphispiza bilineata*) a drozdců mnohohlasých (*Mimus polyglottos*) asi o 50 % (Flanders et al., 2006). Pro některé druhy bezobratlých jsou invazivní porosty naprosto nevhodné. Gan et al. (2009) zjistili, že invazivní *Spartina alterniflora* je kvůli hustým kořenům a oddenkům nevhodná pro plže (Gastropoda) a mlže (Bivalvia), kteří jsou hlavní složkou potravy místních pobřežních ptáků. Některé druhy hmyzu důležité pro tyto ptáky žijí navíc výhradně v původních porostech rákosu (*Phragmites australis*). Díky exotickým rostlinám se v místě objevily dva nové druhy bezobratlých, ale oba jsou pro ptáky nepoživatelné (Gan et al., 2009). Množství dostupných zdrojů na jaře je zásadní pro výslednou reprodukční úspěšnost (Gan et al., 2009, Skórka et al., 2010).

Malá diverzita ptačí potravy znamená zúžení prostoru pro koexistenci různých ptačích potravních gild (Holland-Clift et al., 2011) a malé množství dostupné energie umožňuje existenci méně jedincům (Flanders et al., 2006, Reichard et al., 2001). V důsledku těchto mechanismů dochází k poklesu ptačí diverzity i abundance jednotlivých druhů.

Na všežravé či plodožravé ptáky ale může mít invaze i pozitivní dopad díky jejich stravovací flexibilitě. Zásadní je, zda nová rostlina nabízí vhodnou a hojnou potravu a tedy nové možnosti. Potravním generalistům zpravidla nečiní problém zařadit do svého jídelníčku nový druh. Někteří všežraví ptáci si z plodů nepůvodních rostlin dokonce udělají hlavní složku potravy (Reichard et al., 2001). Flétnáči stračí (*Strepera graculina*), které zkoumal Buchanan (1989 ex Reichard et al., 2001) v Sydney jsou toho příkladem. Během zimy jsou plody divokých olivovníků z Afriky (*Olea europaea* poddruh *cuspidata*) jejich primárním zdrojem potravy. Kromě toho jsou flétnáči hlavními šířiteli evropského hlohu (*Crataegus monogyna*) a mnoha dalších nepůvodních druhů v Austrálii (Buchanan, 1989 ex Reichard et al., 2001). Přítomnost plodů nepůvodních rostlin může ptákům pomáhat rozšířit jejich teritoria (Reichard et al., 2001). Nektarivorním a hmyzožravým ptákům však invazivní rostliny často nabourávají mutualistické vztahy, které si dlouhou koevolucí vybudovali s původními rostlinami (Reichard et al., 2001).

Vliv na získávání potravy má i struktura vegetace. Příliš hustý porost omezuje ptáky v pohybu a snižuje efektivitu vyhledávání potravy. Vliv sílí s rostoucí velikostí ptáka (Ma et al., 2011).

### **3.2. Predace ptáků v invazivních rostlinách**

Hnízdní predace je jedním z hlavních faktorů determinujících reprodukční úspěšnost ptáků, a tedy zásadně regulujících početnost jednotlivých druhů (Borgmann et Rodewald, 2004). Její míra je z velké části určena strukturou vegetace a z ní vyplývajícími vzorci ptačího chování, například volbou, kam pár hnízdo umístí. Riziko predace souvisí hlavně se stavbou rostliny, listovou fenologií, způsobem umístění hnízda v biotopu a na substrátu, hustotou hnízd a se synchronizací hnízdění. Míra přežití je nejvyšší, pokud jsou hnízda umístěována na různých druzích původních substrátů a nestejně vysoko, takže predátor jejich výskyt nemůže v prostoru snadno předpovídat (Rodewald et al., 2010). Struktura je pro ptáky také důležitým indikátorem kvality habitatu a předpokládané dostupnosti zdrojů (Scheiman et al., 2003, Gan et al., 2009). Na tomto základě se ptáci rozhodují, kterou lokalitu si vyberou. Některé ptačí druhy jsou vázány i na přítomnost konkrétního druhu rostliny (Flanders et al., 2006).

Právě struktura vegetace je rostlinnou invazí podstatným způsobem změněna a zjednodušena a tím se mění i chování ptáků. Obojí ovlivňuje, typicky zvyšuje, míru predčního rizika. Invazivní druh si skrze svou kompetiční úspěšnost monopolizuje zdroje a vytlačuje ostatní rostlinné druhy, až začne na lokalitě úplně dominovat. Tím strmě klesá prostorová členitost až k uniformnímu jednodruhovému porostu. V něm se naskýtají velmi

omezené možnosti pro umístění hnízda, takže predátor může úspěšně odhadovat, kde se budou hnízda nacházet, a tím jich objeví více. Zvýšenou hnízdní predaci v monokulturách potvrzuje srovnání dostupných studií (Schlossberg et al., 2010 ex Ma et al., 2011), byť ne ve všech je efekt průkazný, což bude způsobeno hlavně strukturou konkrétní rostliny.

Opakujícím se jevem v invazivních porostech je nižší výška hnízda nad zemí. U Borgmanna a Rodewalda (2004) byla hnízda v invazivním porostu o 1,5 – 2 m blíž zemi a trpěla intenzivnější predací. Borgmann a Rodewald (2004) to vysvětlují snazší dosažitelností pro pozemní predátory. Výška umístění hnízda je považována za faktor určující míru predace i v dalších studiích (Ma et al., 2011, Schmidt et Whelan, 1999). Hnízda situovaná přímo na zemi pak mají vůbec nejnižší míru přežití (Schmidt et al., 2005).

Rodewald et al. (2010) odhalili další mechanismus vlivu invazních rostlin na míru predace - načasování růstu listů. Dva zkoumané invazivní druhy *Lonicera maackii* and *Rosa multiflora* se olistují dříve než okolní rostliny, takže jsou určitou dobu jediným vhodným habitatem k hnízdění. Jakmile mají ptáci dostatek potravy a vhodné podmínky, snaží se ihned zahnízdit, takže se stáhnou do invazivního porostu. Nakupení hnízd v jednom typu porostu ale způsobí vysokou prediktabilitu jejich výskytu a proto jsou hnízda snadno plněna predátory. Zvýšená selektivita pro jeden konkrétní porost pochopitelně zesiluje i kompetici mezi jednotlivými ptáky (Schmidt et Whelan, 1999). Po olistění ostatních druhů se hnízda rozloží rovnoměrněji a pravděpodobnost přežití roste. Koncem sezóny už většina ptáků hnízdila v původních porostech. Na migrující ptáky nemá časné olistění vliv, protože ti většinou dorazí až později a mohou si místo hnízdění vybrat (Rodewald et al., 2010).

V případech souvislých porostů určuje predaci jejich prostupnost. Zde velmi záleží na konkrétní struktuře dané rostliny, a proto je vliv invaze druhově specifický. Už bylo řečeno, že monokulturní porost má nízkou prostorovou heterogenitu. Pokud ale jde o uniformně hustý pichlavý keř, jako například invazivní dřšťál Thunbergův (*Berberis thunbergii*), homogenita zde predaci nijak neusnadňuje. Pro malé ptáky je hustý porost výhodný, protože skýtá ochranu (Ma et al., 2011) a jeho přirozený původ není podmínkou. Trny jsou výrazným prvkem, který prostupnost snižuje. Schmidt a Whelan (1999) porovnali predaci na dvou původních keřích s trny a dvou nových bez trnů a zjistili, že vzrostla. V jejich pozdější studii (Schmidt et al., 2005) měl invazivní dřšťál *Berberis thunbergii* s trny predaci o něco nižší a zajišťoval ptákům lepší hnízdní úspěšnost. V severní Austrálii trnitá rostlina *Mimosa pigra* invadovala mokřady. Celková abundance ptáků se snížila, ale menší druhy v ní hnízdily pravděpodobně právě z důvodu ochrany před predací (Braithwaite et al., 1989 ex Reichard et al., 2001). Naproti tomu Borgmann a Rodewald (2004) odhalili vyšší predaci v porostech

invazivní trnité růže mnohokvěté (*Rosa multiflora*), což indikuje, že ve hře jsou další faktory a samotná trnitost není vševysvětlující.

### 3.3. Invadované porosty jako ekologické pasti

Antropogenně přeměněné, fragmentované nebo disturbované biotopy a invadované porosty mohou fungovat jako ekologické pasti (Reichard et al., 2001, Remeš, 2003, Rodewald et al., 2010, Schmidt et Whelan, 1999). Tímto termínem se označuje biotop, který jedinec vyhodnotí jako pro život příznivý, zatímco ve skutečnosti způsobí snížení jeho fitness. Frekvence výběru místa pro hnízdění totiž není nezvratnou známkou kvality tohoto biotopu a nemusí korelovat s pozitivní hnízdní úspěšností (Schmidt et Whelan, 1999). Biotop ptákům připadá jako příhodný, ale pletou se a pak čelí neočekávaným důsledkům. Typické je snížení reprodukčního úspěchu (Reichard et al., 2001, Remeš, 2003) někdy i přes vyšší počet umístěných hnízd ve srovnání s nenarušenou lokalitou (Delach, 2006). Původní spolehlivé signály využívané zvířaty k rozpoznání kvalitního biotopu už nemusejí ve změněném prostředí poskytovat platnou informaci o jeho jakosti (Remeš, 2003). To se děje především v případech, kdy ptáci spoléhají na ty vlastnosti biotopu, jejichž vypovídací hodnota jako např. vzhled nebo fenologie byla invazí změněna (Martin et al., 2000 ex Remeš, 2003). Invazivní rostliny také často mění vztah mezi predátorem a kořistí, zvyšují riziko predace a posilují okrajový efekt (Rodewald et al., 2010). Ptáci mohou být např. vábeni na větve, které jsou nevhodné pro umístění a stavbu hnízd, protože usnadňují přístup predátorům (Schmidt et Whelan, 1999).

Následující případ ukazuje typický komplexní obrázek ekologické pasti. Ma et al. (2011) zkoumali vliv druhu *Spartina alterniflora*, jedné z nejinvazivnějších mokřadních exotických rostlin, a zjistili, že je pro ptáky velmi nevhodná. Její porosty jsou husté a neprostupné a především jsou častěji zaplavovány než porosty původního rákosu (*Phragmites australis*), protože rostou v zaplavovaných pobřežních zónách blíž k moři. Ptáci se porostu *Spartina* vyhýbají, ale kvůli narůstajícímu rozšíření (v roce 2005 byla asi na 50% původní velikosti mokřadů Chongming Dongtan v ústí řeky Jang-c'-ťiang v Číně) byl natolik zredukován rozsah jiných vhodných biotopů, že dochází k silnému kompetičnímu vytlačování menších a slabších ptáků do tohoto méně vhodného habitatu, kde je navíc i vyšší míra predace, protože porost je nižší než původní (Ma et al., 2011). K podobné situaci se zaplavováním hnízd dochází i v Kalifornii v invazivním porostu *Spartina alterniflora* (Delach, 2006) a v deštivých měsících či letech v porostu *Berberis thunbergii* ve státě New

York, protože *Berberis* preferuje vlhká místa, na kterých se často zadržuje voda (Schmidt et al., 2005).

V některých případech, např. ve studii pěnic černohlavých (*Sylvia atricapilla*) v invazivním porostu trnovníku akátu (*Robinia pseudoacacia*), ptáci porost dokonce preferují, jsou v něm tedy vyšší populační hustoty, ačkoliv výsledná hnízdní úspěšnost je výrazně nižší (16% ku 59% v původním porostu). Porost pěnice přitahuje brzy se olisťujícími křovinami. Vegetace je navíc hustá a jednotná, jelikož trnovník akát (*Robinia pseudoacacia*) shromažďuje půdní dusík a ulehčuje tak dominanci nitrofilním druhům, což vede k nižší druhové diverzitě stromového i bylinného patra. Hustší vegetace by teoreticky měla pomoci skrýt hnízda před predátory, proto jí asi také ptáci dávají přednost. Výsledek je ale pro ptáky negativní, a to nejspíš proto, že samotná vysoká hustota hnízd predátory na druhou stranu láká, takže se zvýší pravděpodobnost, že je naleznou. Většina hnízd v porostu akátu byla navíc umístěna na bezu černém (*Sambucus nigra*) a přibližně ve stejné výšce, zatímco v původním zaplavovaném lese byla rozmístěna na různých výškových etážích (Remeš, 2003). Tato stejnorodost v rozmístění predátorům značně ulehčuje hledání (Borgmann et Rodewald, 2004, Remeš, 2003) a kvůli neobvykle vysoké hustotě hnízd prohledávají daný substrát častěji (Rodewald et al., 2010).

Invazivní porosty působí jako ekologické pasti i tím způsobem, že fragmentují původní ekosystémy. Ptáci invadovanou matici dokáží omezeně využívat nebo mohou přeletět na jiný ostrůvek vhodnějšího biotopu, ale dochází k poklesu její vhodnosti (Andrén et Angelstam, 1988, Estades et Temple, 1999). Zbývající plošky původního biotopu jsou po fragmentaci buď úplně izolovány, nebo jen tence spojeny s ostatními, což poškozuje zejména původní organismy s omezenou schopností šíření a malým reprodukčním výtěžkem (With, 2002). Některá zvířata trpí zhoršenou možností pohybu a jsou připoutána k danému místu (Estades et Temple, 1999). Navíc pokud ptáci narazí na okraj, tak mají tendenci zabočit a létat paralelně podél něj (Levey et al., 2005), ostrý předěl nejspíš působí jako psychologická bariéra (Ikin et al., 2013). Rozloha plošek se také snižuje, což má negativní dopad na druhovou bohatost přítomných ptáků. Snižuje se vhodnost biotopu pro druhy citlivé na velikost obývané plochy, zejména ty, které mají rozsáhlá teritoria. Právě tyto druhy pak ubývají, jelikož nemají dostatek prostoru a zdrojů, dochází k zesílení vnitrodruhové kompetice, mají omezený výběr partnera i hnízdiště, atd. Větší druhy ptáků se na menších fragmentech často vůbec nevyskytují (Estades et Temple, 1999). Na menší plošku se také vměstná menší populace, která se při výrazném zmenšení může dostat až do extinkčního víru

a ten způsobí její vyhynutí. Fragmentované populace mají menší životaschopnost, takže se stávají propadovými populacemi, které jsou závislé na přísunu jedinců ze zdrojových oblastí.

Dále fragmentace zvětšuje obvod okrajů a tím podíl okrajové plochy ku vnitřku. Okraj je všeobecně náchylnější ke všem vnějším vlivům, hlavně k predaci, protože do něj častěji vstupují predátoři z okolí než do vnitřní plochy (Andrén et Angelstam, 1988, Ikin et al., 2013). Stejně tak je okraj náchylnější i k disturbancím, jejichž vliv slábne od kraje do středu plochy. Vysoký podíl okrajů usnadňuje invaze do zbylých fragmentů původního habitatu (Brothers et Spingarn, 1992 ex With, 2002). Výzkum potvrdil klesající abundanci lesních ptáků od středu ke kraji původní lesní plochy (Kroodsma, 1982). Holland-Clift et al. (2011) zkoumali invadované australské pobřežní zóny a zjistili, že jejich spojitost je invazí silně narušována a to působí zvířatům obrovské problémy. Invazivní vrby (*Salix x rubens*) narušily porosty, kterým původně dominovaly eukalypty (*Eucalyptus viminalis* a další), akácie (*Acacia dealbata* a další) a různé druhy křovin (*Pomaderris aspera*, *Olearia lirata* aj.). Na ně vázané organismy trpěly fragmentací habitatu a populačními úbytky. V původních porostech bylo dvakrát více ptáků vázaných na les i celkově všech ptáků. V invadovaném porostu bylo méně hlavně ptáků vyhledávajících potravu na březích a semenožravých druhů. Břehové zóny jsou kanálem pro vedení materiálu a energie a většinou hostí bohatou, specifickou a produktivní biotu. Invaze mění jejich charakter a vlastnosti a může dojít k funkčnímu přerušení spoje mezi terestrickým a vodním prostředím. Vědci navíc zjistili, že dokonce i přilehlé vykácené plochy jsou pro místní ptáky vhodnější než invadované, a že se na nich nachází více druhů (především vodních ptáků a ptáků lovcích létající hmyz ze vzduchu), ačkoliv jsou jako habitat méně komplexní (Holland-Clift et al., 2011).

Hnízdění ptáků v ekologických pastech je pro ně tedy nepříznivé a vede ke snížení stavu jejich populací (Schmidt et Whelan, 1999, Reichard et al., 2001). Tento efekt se přidává k řadě omezujících faktorů, které v dnešním světě na ptačí populace působí, a může zvětšit hrozbu lokálního až úplného vyhynutí kompetičně slabších druhů a druhů náročných na prostor.

#### **4. Role ptáků v šíření invazivních rostlin**

Řada ptačích druhů je invazemi nepříznivě postižena, ale zároveň je možná neúmyslně posiluje. Lidé sice introdukovali mnoho nepůvodních druhů rostlin do krajiny, ale jejich šíření a upevňování v krajině může být ulehčováno ptáky. Frugivorní ptáci napomáhají požíráním plodů a šířením semen, nektarivorní druhy rostliny zase opylují. Hmyzožraví ptáci mohou

zvyšovat schopnost přežití rostlin nebo semen požíváním jejich hmyzích predátorů, anebo naopak snižovat tím, že požívají hmyz, který rostliny opylovává. Tyto vlivy ale pravděpodobně nejsou nijak zvlášť silné, jelikož nejsou přímé a závisí na interakci rostlina - hmyz - pták (Reichard et al., 2001).

#### 4.1. Šíření semen

Ptáci poskytují širokou škálu ekosystémových služeb, včetně regulace býložravého hmyzu a disperze semen (Holland-Clift et al., 2011). Pravděpodobnost, že invazivní druh závislý na šíření semen nebo pylu ptáky, nalezne vhodného přenašeče, je relativně malá. Vzniku takového vztahu napomáhají výrazné a výživné plody. Velké červené nebo černé plody zvyšují pravděpodobnost, že ptáky upoutají. Menší plody nejsou tak dobře viditelné, ale zase jsou vhodné pro širší škálu druhů. Velké plody či semena se totiž malým ptákům často vůbec nevejdou do zobáku a semena někdy mají tvrdé obaly, které malý pták není schopen rozbít. Řada malých druhů, např. *Zosterops japonica*, má slabé zobáky, takže mohou žrát jen vyloženě měkké plody (Corlett, 2005). Důležitý je v semenech obsah dužiny a v sušších oblastech i množství obsažené vody. Také je zásadní načasování a délka období, kdy rostlina plodí. Rostliny mohou buď produkovat výživné plody, ale jen krátce, anebo méně nutričně bohaté plody po delší časový úsek, třeba i v zimním období, kdy jiné druhy potravu nenabízejí anebo je jí celkově malé množství, což je častá strategie invazivních rostlin (Reichard et al., 2001). Corlett (2005) zkoumal využívání exotických porostů ptáky a netopýry, a několik druhů rostlin využívalo právě této strategie; *Cinnamomum camphora*, *Livistona chinensis*, *Pyracantha crenulata* a *Ficus religiosa*, které přitahovaly největší počet různých druhů ptáků, produkovaly plody v období od února do dubna, kdy žádné jiné plody nebyly zralé. Jiné, např. *Lantana camara* a *Passiflora foetida*, plodily zase po celý rok.

Mnoho ptáků sice cestuje na obrovské vzdálenosti, semena jsou ale většinou přenesena do vzdálenosti menší než 100 m, u středně velkých ptáků to může být i nad 1 km (Debussche et Isenmann, 1994 ex Reichard et al., 2001). Na rozdíl od anemochorie nebo hydrochorie je šíření ptáky mnohem účinnější, jelikož je zde vyšší pravděpodobnost, že pták propaguli přenesení na místo vhodné k jejímu uchycení. Požití i jediného plodu může vést k roznesení a uchycení několika semen. Některé rostliny se požívání semen ptáky během evoluce přizpůsobily natolik, že je pro ně nezbytné (Reichard et al., 2001). Například semena asijské osiky *Triadica sebifera* mají po projití traktem ptáků vyšší míru klíčivosti (Renne et al., 2001 ex Bartuszevige et Gorchov, 2006). Invazivní křovina *Lonicera maackii* je zase úspěšně roznášena původními i nepůvodními druhy ptáků, kteří konzumují a roznášejí její plody

během zimy v jihozápadním Ohiu (Bartuszevige et Gorchov, 2006). Požadavky na zacházení se semeny se ale často liší rostlinu od rostliny, a to i mezi blízkými příbuznými druhy. Například odstranění exokarpu (slupky) nebo porušení ochranných semenných obalů v zažívacím traktu ptáka umožňuje absorpci vody. Ne všechna semena jsou ale uzpůsobena na průchod zažívacím traktem ptáků (Reichard et al., 2001), takže se mohou znehodnotit. Semenožraví ptáci je většinou rovnou rozdrtí. Někteří ptáci olupují dužinu a vyndávají jen nahá embrya, která jsou pak v traktu zničena, jiní zase žerou jen dužinu a semena zanechávají na místě, nešíří je tedy dál (Aslan et Rejmánek, 2010). Ale i u semen, která průchod traktem nevydrží, je často alespoň nějaká část nestrávena a ta se pak může šířit.

Biotické šíření (pomocí živočichů, především ptáků) je nejčastější v lesích, kde je dostatečné množství plodožravých a všežravých druhů ptáků. Semena či plody rostlin se mohou šířit i epizoochoricky - mají háčky nebo jsou lepkavé a přenášejí se tak, že se na zvíře přichytí. Někteří ptáci, ku příkladu ořešník americký (*Nucifraga columbiana*) nebo sojka obecná (*Garrulus glandarius*), napomáhají šíření semen tím, že si je na zimu schovávají do úkrytů v zemi, ale velkou část jich už nikdy nenalezou nebo nevyužijí. Jeden ořešník si v průměru schová 30 600 semen za sezónu, z čehož k nakrmení sebe a mláďat využije jen asi 55% (Feldman et al., 1999 ex Reichard et al., 2001, Tomback, 2001). Podle Feldmana et al. (1999 ex Reichard et al., 2001) se dokonce dřeviny rodu *Pinus*, které jsou jinak považovány za anemochorní, ve významné míře množí tak, že semenožraví ptáci přenášející celé šišky a po cestě občas nějaké semeno vypadne (Feldman et al., 1999 ex Reichard et al., 2001).

Jsou-li invazivní rostliny šířeny přenosem ptáky, vytváří se velké množství malých roztroušených populací, které dál urychlují roznos (Reichard et al., 2001). Problémové je především to, že k přenosu semen může docházet třeba z městských zón až do jinak nedosažitelných oblastí jako jsou chráněné oblasti, parky a rezervace. K takovému šíření dochází zejména v případech, kdy nepůvodní rostliny tvoří koridory. Ptáci se přes ně často totiž přesouvají z nevhodné městské zóny do přirozeného ekosystému, který ale „infikují“ přinesenými semeny nepůvodních rostlin (Aslan et Rejmánek, 2010). Podobný vliv mohou mít i fragmenty, které tvoří pěšinu „nášlapných kamenů“ pro přenos semen. Šíření semen invazivních druhů ptáky je dost častý jev a setkáváme se s ním v zásadě pokaždé, kdy invazivní rostlina plodí požitelná semena. Vedle již zmiňované *Lonicery maackii* lze mluvit například o dvou jihoafrických invazivních křovinách *Myoporum tenuifolium* a *Pittosporum undulatum*, které ptáci navštěvují dokonce mnohem častěji než původní porost (Mokotjomela et al., 2013).



## 4.2. Opylení

Převážná část rostlin je opylována hmyzem, ale řada jich závisí také na ptácích. Specializace je v tomto případě spíše vzácností, většina ptáků opyluje několik druhů rostlin. Nektarivorní druhy ptáků jsou méně časté než jiné druhy, takže rostliny závisející na ptačím opylení v nepůvodním prostředí těžko hledají opylovače, zvláště pokud má květ rostliny neobvyklý tvar, který vyžaduje speciální schopnosti ptáka, např. dlouhý úzký zobák (Reichard et al., 2001). Ojedinělým případem úzkého vztahu je invazivní *Impatiens sakeriana* v severozápadním Kamerunu, která není schopná samoopylení a plně závisí na opylení ptáky. Opylovat ji dokážou pouze dva místní druhy strdimilovitých - *Cyanomitra oritis* a *Cinnyris reichenowi*. *Cinnyris reichenowi* ale často postupuje tak, že proděraví ostruhu květu bez samotného opylení. Proto je rozmnožování této rostliny v podstatě vázáno na jeden druh ptáka *Cyanomitra oritis* (Janeček et al., 2011). Pokud se stane, že nepůvodní rostliny rozmnožující se jinak než opylením ptáky, nahradí původní rostliny, které se právě opylením ptáky množí, dochází k výraznému snížení početnosti původních druhů nektarivorních ptáků (Reichard et al., 2001). Například v jihoafrickém fynbosu (křovinatý porost podobný středomořským macchiím) se v reakci na nahrazení původních nektar produkujících druhů australskou kapinicí dvouhlávkovou (*Acacia cyclops*) významně snížila hustota a diverzita místních nektarivorních ptáků (Fraser et Crowe, 1990 ex Reichard et al., 2001). V některých případech však zase vysazení nepůvodních rostlin bohatých na nektar ptákům pomohlo, jelikož jejich původní zdroje potravy byly zničeny přeměnou prostředí (Reichard et al., 2001).

## 5. Ptáci a invazivní rostliny ve městech

Introdukované rostliny mohou přitahovat ptáky do antropogenně přeměněných krajín nebo městských oblastí, kde jsou vystaveni neznámým nebezpečným rizikům; nemocem, se kterými se v přírodě běžně nesetkávají, predaci domácími kočkami a psy nebo sražení autem (Aslan et Rejmánek, 2010). Městské a suburbánní krajiny jsou náchylné k invazím, jelikož jsou málo pokryty vegetací a často disturbovány (Reichard et al., 2001), navíc v nich lidé záměrně vysazují desítky exotických druhů. Městské oblasti proto v krajině působí jako centra, odkud se invaze šíří do přírodních oblastí (Pyšek et al., 1998). Některé invazivní rostliny, například pryšec obecný (*Euphorbia esula*) patřící ke stu nejinvazivnějších druhů světa (National Biological Information Infrastructure et IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group, 2010), vyloženě preferují disturbované oblasti, kde se původním druhům špatně daří (Scheiman et al., 2003). Mozaika urbánních stanovišť a různorodost výsadby

mohou být pro některé druhy ptáků i lákavé. Zahrady a parky jsou většinou dobře přístupné, přehledné a prosvětlené (Reichard et al., 2001). V urbánních oblastech je ale nižší celková druhová diverzita než v okolních přírodních biotopech (Mills et al., 1989, Reichard et al., 2001). Městská výstavba často nahrazuje ekologicky cenné lokality, což zvyšuje její dopady (Evans et al., 2011). V novém prostředí se obvykle vyskytuje jen několik dominantních druhů ptáků, ovšem hojně (Mills et al., 1989, Reichard et al., 2001). Jde zpravidla o generalisty, kteří dovedou využít nové zdroje potravy (Evans et al., 2011). Nejúspěšnější jsou tu semenožraví (Reichard et al., 2001) a všežraví ptáci (Evans et al., 2011, Reichard et al., 2001) vyhledávající potravu na zemi (Reichard et al., 2001).

Hnízda v exotických porostech v urbanizovaných krajinách mají nicméně vyšší denní míru úmrtnosti (DMR) a dvakrát vyšší pravděpodobnost predace než hnízda v původních porostech (v tomto případě se ale DMR nelišila pouze dle samotného využití krajiny, ale závisela na spojení mezi využitím krajiny a vlivem exotických porostů) (Borgmann et Rodewald, 2004). Navíc je v urbánních oblastech nízká diverzita hmyzu a jiných bezobratlých živočichů, takže pro hmyzožravé ptáky jsou víceméně nevhodné (Chace et Walsh, 2006 ex Evans et al., 2011, Reichard et al., 2001). Přesto v některých oblastech může lidská společnost k množství hmyzu i přispět, například v přirozeně pouštních oblastech, kde mají lidé své zahrady a tudíž jsou zde vodní zdroje a vegetace poskytující hmyzu útočiště (Reichard et al., 2001). Druhová diverzita ptáků je vyšší v méně urbanizovaných oblastech nebo ve starších čtvrtích, v oblastech s velkou plochou zeleně, velkým počtem původních rostlinných druhů a s mnoha vodními zdroji (Reichard et al., 2001). Alespoň 30% zastoupení původních druhů stromů v městské zeleni zvyšuje diverzitu přítomných ptačích druhů v důsledku hojnější potravy. Pozitivní vliv se projevuje i v přilehlých přírodních rezervacích. Výskyt druhů netolerantních k urbánnímu prostředí je podmíněn vysokou komplexitou prostředí. Rušné komunikace prostředí fragmentují a snižují ptačí diverzitu ve městech (Ikin et al., 2013).

## **6. Závěr**

Nepůvodní rostliny invadovaly ekosystémy na celém světě a jsou obrovským problémem. Invazivním druhem se stane jen málo zavlečených rostlin, především ty, kterým místní podmínky vyhovují, nebo se na ně dokáží adaptovat, případně si celé prostředí dokáží přizpůsobit. Po vzniku potřebné adaptace se druh začne kalamitně šířit a působí změny ve složení a fungování ekosystémů. Rostlinná invaze vlastně znamená nové podmínky pro napadenou lokalitu. V ojedinělých případech může být změna pozitivní, ale kvůli typickým

vlastnostem invazivních rostlin jsou negativní dopady mnohem pravděpodobnější. Rostlinné invaze se ve většině případů projevují poklesem druhové bohatosti rostlin i živočichů na lokalitě. Dopady jsou tím závažnější, čím větší část původního společenstva je nahrazena invazivním druhem. Poškození, silná disturbance nebo úplně nový vznik lokality otvírá prostor spontánní sukcesi, kde se invazivní druh díky své vysoké konkurenceschopnosti může snadno dostat ke slovu. Pokud srovnáváme lokalitu před a po sukcesi (například holá výsypka a její zarůstání), má i invadovaný porost vyšší biodiverzitu. Na druhou stranu byly zaznamenány případy, kdy se i na vykácené prázdné ploše nacházelo více druhů živočichů než na invadované. Na druhové úrovni se mohou najít jednotlivé i ochránářsky cenné druhy, které na konkrétní invazi reagují pozitivně, například rákosník zpěvný vyhledává porosty invazivních zlatobýlů (*Solidago spp.*) nebo křídlatky (*Reynoutria spp.*). Obecně ale mají invaze pozitivní vliv pouze na potravní a biotopové generalisty s velkou přizpůsobivostí. Ale i v těchto případech jen pokud se nejedná o velkoplošnou invazi. Při invazi zdravého ekosystému pak bývají dopady téměř vždy negativní. Zároveň ale platí, že nenarušené biotopy jsou k invazím relativně odolné, protože z druhové bohatosti lze usuzovat na stabilitu biotopu (McCann, 2000). Invaze zjednodušují druhovou skladbu a strukturu porostu a omezují diverzitu i abundanci potravy, zejména bezobratlých, což má vliv na většinu přítomných živočichů. Ptáci v invadovaných porostech čelí zvýšené predaci, protože hnízda je snazší nalézt nebo předpokládat jejich výskyt. Zdá se, že druhová bohatost a diverzita živočichů jsou více spjaty s druhovým složením vegetace a početnost s její strukturou (fyziognomií) (Fleishman et al., 2003, Ma et al., 2011).

Počet a rozsah invazí v globalizovaném světě rychle rostou, takže se stávají stále závažnější hrozbou a kvantifikace jejich dopadů si žádá podrobné studie. Tato práce prezentovala několik mechanismů, které na ptáky v invadovaných porostech působí. Jejich vzájemná relativní důležitost však zůstává neznámá. Teprve systematický výzkum, který by vzájemně porovnával tyto proměnné při různých intenzitách, by umožnil jejich hierarchizaci. Mezi jednotlivými případy invazí existuje také značná nejednotnost pozorovaných následků, protože je určuje interakce mezi vlastnostmi konkrétní invazivní rostliny a vlastnostmi přítomných původních rostlin a živočichů. Diverzita obou složek nabízí širokou škálu možných výsledků.

Otázkou také je, jaký má druhová bohatost vlastně reálný vliv na stabilitu a zachování ekosystémových procesů. Někteří autoři navrhují hypotézu, že mnoho druhů se nijak významně nepodílí na fungování ekosystému a řada dalších zastává podobné úlohy. Při snížení diverzity proto nemusí dojít rovnou ke kolapsu (Fleishman et al., 2003). Stejně tak ale

vytlačení může zasáhnout některé klíčové druhy a způsobit neúměrné následky, proto by tato hypotéza neměla otupit naši pozornost.

## 7. Zdroje

1. Andrén, H., Angelstam, P. (1988). Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology*, 544-547.
2. Aslan, C. A., Rejmánek, M. (2010). Avian use of introduced plants: Ornithologist records illuminate interspecific associations and research needs. *Ecological Applications*, 20, 1005-1020.
3. Bartuszevige, A. M., Gorchov, D. L. (2006). Avian seed dispersal of an invasive shrub. *Biological Invasions*, 8, 1013-1022.
4. Blossey, B., Skinner L. C., Taylor, J. (2001). Impact and management of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. *Biodiversity & Conservation*, 10, 1787-1807.
5. Borgmann, K. L., Rodewald, A. D. (2004). Nest predation in an urbanizing landscape: The role of exotic shrubs. *Ecological Applications*, 14, 1757-1765.
6. Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M., Visser, M. E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, 441, 81-83.
7. Braithwaite, R. W., Lonsdale, W. M., Estbergs, J. A. (1989). Alien vegetation and native biota in tropical Australia: the impact of *Mimosa pigra*. *Biological Conservation*, 48, 189-210. **Ex** Reichard et al., 2001. \*
8. Brothers, T. S., Spingarn, A. (1992). Forest Fragmentation and Alien Plant Invasion of Central Indiana Old-Growth Forests. *Conservation Biology*, 6, 91-100. **Ex** With, 2002. \*
9. Buchanan, R. A. (1989). Pied currawongs (*Strepera graculina*): their diet and role in weed dispersal in suburban Sydney, New South Wales. In: *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 111, 241-255. **Ex** Reichard et al., 2001. \*
10. Corlett, R. T. (2005). Interactions between birds, fruit bats and exotic plants in urban Hong Kong, South China. *Urban Ecosystems*, 8, 275-283.
11. Chace J. F., Walsh J. J. (2006). Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 74, 46-49. **Ex** Evans et al., 2011. \*
12. DAISIE - Delivering alien invasive species inventories for Europe. [cit. duben 2014]. <http://www.europe-aliens.org/europeSummary.do#>
13. Dean, W. R. J., Anderson, M. D., Milton, S. J. & Anderson, T. A. (2002). Avian assemblages in native *Acacia* and alien *Prosopis* drainage line woodland in the Kalahari, South Africa. *Journal Of Arid Environments*, 51, 1-19.
14. Debussche, M., Isenmann, P. (1994). Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos*, 414-426. **Ex** Reichard et al., 2001. \*

15. Delach, A. (2006). Invasive species in the northwestern United States: threats to wildlife, and defenders of wildlife's recommendation for prevention policies. *Northwestern Naturalist*, 87, 43-55.
16. Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Hutchison, M. A., Ewers, R. M., & Gemmell, N. J. (2005). Are invasive species the drivers of ecological change?. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 470-474.
17. Ehrenfeld, J. G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6, 503-523.
18. Estades, C. F., Temple, S. A. (1999). Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecological Applications*, 9, 573-585.
19. Evans, K. L., Chamberlain, D. E., Hatchwell, B. J., Gregory, R. D., Gaston, K. J. (2011). What makes an urban bird?. *Global Change Biology*, 17, 32-44.
20. Faaborg, J. (1995). Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 267, 93-102.
21. Feldman, R., Tomback, D. F., Koehler, J. (1999). Cost of mutualism: competition, tree morphology, and pollen production in limber pine clusters. *Ecology*, 80, 324-329. **Ex** Reichard et al., 2001. \*
22. Fialová, M. (2011). Invazivní rostliny. Katedra botaniky PřF UP - prezentace
23. Flanders, A. A., Kuvlesky Jr., W. P., Ruthven III, D. C., Zaiglin, R. E., Bingham, R. L., Fulbright, T. E., Hernández, F., Brennan, L. A. (2006). Effects of invasive exotic grasses on South Texas rangeland breeding birds. *The Auk*, 123, 171-182.
24. Fleishman, E., McDonal, N., Nally, R. M., Murphy, D. D., Walters, J., Floyd, T. (2003). Effects of floristics, physiognomy and non-native vegetation on riparian bird communities in a Mojave Desert watershed. *Journal of Animal Ecology*, 72, 484-490.
25. Fraser, M. W., Crowe, T. M. (1990). Effects of alien woody plant invasion on the birds of Mountain Fynbos in the Cape of Good Hope Nature Reserve. *South African journal of zoology* **Ex** Reichard et al., 2001. \*
26. Gan, X., Cai, Y., Choi, C., Ma, Z., Chen, J., Li, B. (2009). Potential impacts of invasive *Spartina alterniflora* on spring bird communities at Chongming Dongtan, a Chinese wetland of international importance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 83, 211-218.
27. Germaine, S. S., Rosenstock, S. S., Schweinsburg, R. E., Richardson, W. S. (1998). Relationships among breeding birds, habitat, and residential development in greater Tucson, Arizona. *Ecological Applications*, 8, 680-691. **Ex** Schmidt et al., 2005. \*

28. Gurevitch, J., Padilla, D. K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions?. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 470-474.
29. Hajzlerová, L., Reif, J. (2014). Bird species richness and abundance in riparian vegetation invaded by exotic *Reynoutria* spp. *Biologia*, 69, 247-253.
30. Hejda, M., Pyšek, P., Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97, 393-403.
31. Holland-Clift, S., O'Dowd, D., Mac Nally, R. (2011). Impacts of an invasive willow (*Salix x rubens*) on riparian bird assemblages in south-eastern Australia. *Austral Ecology*, 36, 511-520.
32. Ikin, K., Knight, E., Lindenmayer, D. B., Fischer, J., Manning, A. D. (2013). The influence of native versus exotic streetscape vegetation on the spatial distribution of birds in suburbs and reserves. *Diversity and Distributions*, 19, 294-306.
33. Janeček, Š., Patáčová, E., Bartoš, M., Padyšáková, E., Spitzer, L., Tropek, R. (2011). Hovering sunbirds in the Old World: occasional behaviour or evolutionary trend?. *Oikos*, 120, 178-183.
34. Kollmann, J., Strobel, B. W., Hansen, H. B. (2009). Climate change, invasive species and toxic plant substances in soil and water. In *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 6, 3020-3022. IOP Publishing. **Ex** Weidenhamer et Callaway, 2010. \*
35. Kroodsma, R. L. (1982). Edge effect on breeding forest birds along a power-line corridor. *Journal of Applied Ecology*, 361-370.
36. Kruger, F. J., Richardson, D. M., van Wilges, B. W. (1986). Processes of invasions by alien plants, 145-155. In: *The Ecology and Management of Biological Invasions in Southern Africa: Proceedings of the National Synthesis Symposium on the Ecology of Biological Invasions* (ed. Macdonald, I. A. W., Kruger, F. J., Ferrar A. A.). **Ex** Reichard et al., 2001. \*
37. Levey, D. J., Bolker, B. M., Tewksbury, J. J., Sargent, S., Haddad, N. M. (2005). Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science*, 309, 146-148.
38. Li, L., Li, S. M., Sun, J. H., Zhou, L. L., Bao, X. G., Zhang, H. G., Zhang, F. S. (2007). Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United states of America*, 104, 11192-11196.

39. Liao, C., Peng, R., Luo, Y., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., Chen, J., Li, B. (2008). Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist*, 177, 706-714.
40. Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522–1536. **Ex** With, 2002. \*
41. Ma, Z., Gan, X. J., Cai, Y. T., Chen, J. K., Li, B. (2011). Effects of exotic *Spartina alterniflora* on the habitat patch associations of breeding saltmarsh birds at Chongming Dongtan in the Yangtze River estuary, China. *Biological Invasions*, 13, 1673-1686.
42. Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10, 689-710.
43. Marková, Z., Hejda, M. (2011). Invaze nepůvodních druhů rostlin jako environmentální problém. *Živa*, 1/2011, 10-14.
44. Martin, J. L., Thibault, J. C., Bretagnolle, V. (2000). Black rats, island characteristics, and colonial nesting birds in the Mediterranean: consequences of an ancient introduction. *Conservation Biology*, 14, 1452-1466. **Ex** Remeš, 2003. \*
45. McCann, K. S. (2000). The diversity-stability debate. *Nature*, 405, 228-233.
46. McKinney, M. L., Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution*, 14, 450-453.
47. Mills, G. S., Dunning Jr, J. B., Bates, J. M. (1989). Effects of urbanization on breeding bird community structure in southwestern desert habitats. *Condor*, 416-428.
48. Mokotjomela, T. M., Musil, C. F., Esler, K. J. (2013). Frugivorous birds visit fruits of emerging alien shrub species more frequently than those of native shrub species in the South African Mediterranean climate region. *South African Journal of Botany*, 86, 73-78.
49. Møller, A. P., Rubolini, D., Lehikoinen, E. (2008). Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United states of America*, 105, 16195-16200.
50. National Biological Information Infrastructure (NBII) and IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group (ISSG). (2010). Global invasive species database: *Euphorbia esula*. [cit. duben 2014]. <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=83&fr=1&sts=sss&lang=EN>



51. Paukertová, I. (2014). Poradenská a konzultační činnost v oblasti životního prostředí: Sansai aneb japonská horská zelenina u nás. [cit. duben 2014]. <http://www.paukertova.cz/view.php?cislocianku=2014020005>
52. Petren, K., Case, T. J. (1996). An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology* 77, 118-132. **Ex** Didham et al., 2005. \*
53. Price, P. W. (1975). Community development, structure and organisation - Individualistic response hypothesis. 629-649. In: Price, P. W., Denno, R. F., Eubanks, M. D., Finke, D. L., Kaplan, I. (Eds). (1975). *Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities*. John Wiley and Sons, New York. **Ex** Flanders et al., 2006. \*
54. Pyšek, P., Pergl, J., Jarošík, V., Moravcová, L., Perglová, I., Skálová, H., Čuda, J., Hejda, M., Jahodová, Š., Štajerová, K. (2012). O čem je současná botanika: Rostlinné invaze. [cit. duben 2014]. <http://botany.cz/cs/roslinne-invaze/>
55. Pyšek, P., Prach, K., Mandák, B. (1998). Invasions of alien plants into habitats of Central European landscape: an historical pattern. *Plant invasions: ecological mechanisms and human responses*, 23-32.
56. Reichard, S. H., Chalker-Scott, L., Buchanan, S. (2001). Interactions among non-native plants and birds. In: Marzluff, J., Bowman, R., & Donnelly, R. (Eds.). (2001). *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*, 179-223. Springer US.
57. Remeš, V. (2003). Effects of exotic habitat on nesting success, territory density, and settlement patterns in the Blackcap (*Sylvia atricapilla*). *Conservation Biology*, 17, 1127-1133.
58. Renne, I. J., Spira, T. P., Bridges, W. C. (2001). Effects of habitat, burial, age and passage through birds on germination and establishment of Chinese tallow tree in coastal South Carolina. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 128, 109-119. **Ex** Bartuszevige et Gorchov, 2006. \*
59. Richardson, D. M., Bond, W. J., Richard, W., Dean, J., Higgins, S. I., Midgley, G. F., Milton, S. J., Powerie, L. W., Rutherford, M. C., Samways, M. J., Schulze, R. E. (2000). Invasive alien species and global change: a South African perspective. 303–349. In: Mooney H. A., Hobbs, R. J. (Eds). *Invasive species in a changing world* (2000). Island Press, Washington D. C. **Ex** With, 2002. \*
60. Rodewald, A. D., Shustack, D. P., Hitchcock, L. E. (2010). Exotic shrubs as ephemeral ecological traps for nesting birds. *Biological Invasions*, 12, 33-39.
61. Rottenborn, S. C. (1999). Predicting the impacts of urbanization on riparian bird communities. *Biological Conservation*, 88, 289–299. **Ex** Schmidt et al., 2005. \*

62. Şekercioğlu, Ç. H., Daily, G. C., Ehrlich, P. R. (2004). Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 18042-18047.
63. Scheiman, D. M., Bollinger, E. K., Johnson, D. H. (2003). Effects of leafy spurge infestation on grassland birds. *The Journal of Wildlife Management*, 67, 115–121.
64. Schlossberg, S., King, D. I. (2010). Effects of invasive woody plants on avian nest site selection and nesting success in shrublands. *Animal Conservation*, 13, 286–293. **Ex** Ma et al., 2011. \*
65. Schmidt, K. A., Nelis, L. C., Briggs, N., Ostfeld, R. S. (2005). Invasive shrubs and songbird nesting success: effects of climate variability and predator abundance. *Ecological Applications*, 15, 258-265.
66. Schmidt, K. A., Whelan, C. J. (1999). Effects of exotic *Lonicera* and *Rhamnus* on songbird nest predation. *Conservation Biology*, 13, 1502–1506.
67. Skórka, P., Lenda, M., Tryjanowski, P. (2010). Invasive alien goldenrods negatively affect grassland bird communities in Eastern Europe. *Biological Conservation*, 143, 856-861.
68. Smith, C. W. (1985). Impact of alien plants on Hawaii's native biota. **Ex** Reichard et al., 2001. \*
69. Stejskal, J., Pyšek, P. (2004). Rozhovor s Petrem Pyškem v časopise Ekolist. [cit. duben 2014] <http://ekolist.cz/cz/publicistika/rozhovory/petr-pysek-invaze-nas-mohou-nemile-prekvapit>
70. Tokeshi, M. (1999). *Species Coexistence: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Wiley-Blackwell, Oxford.
71. Tomback, D. F. (2001). Clark's nutcracker: Agent of regeneration. In: Tomback, D. F., Arno, S. F., & Keane, R. E. (Eds.). (2001). *Whitebark pine communities: ecology and restoration*. Island Press, Washington, D.C., 89-104.
72. Schneider, J., Buček, A., Řepka, R., Kupec, P., Rebrošová, K., Martin, T. (2010). Péče o chráněná území: Invazní a neofytní druhy a jejich management. Ústav tvorby a ochrany krajiny, Mendelova Univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta. [cit. duben 2014]. <http://www.utok.cz/node/214>
73. Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14, 702-708.

74. Weidenhamer, J. D., Callaway, R. M. (2010). Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function. *Journal of Chemical Ecology*, 36, 59-69.
75. Williamson, M. (1996). The origins and the success and failure of invasions, 28-52. In: *Biological invasions*. Springer.
76. With, K. A. (2002). The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology*, 16, 1192-1203.